

На правах рукописи

Неустроева Надежда Сергеевна

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКЕЛЕТА
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Rana* В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ
ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ СРЕДЫ**

03.02.08 – экология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Казань – 2012

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных УрО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент
Вершинин Владимир Леонидович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Жигальский Олег Антонович

кандидат биологических наук, доцент
Гаранин Валериан Иванович

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится «__» ____ 2012 г. в __ :__ часов на заседании
диссертационного совета ДМ 212.081.19 при ФГАОУ ВПО «Казанский
(Приволжский) федеральный университет»
по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлёвская, д. 18, КФУ,
диссертационный совет ДМ 212.081.19.

Факс: (843) 238-76-01

E-mail: attestat.otdel@ksu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского
Казанского (Приволжского) федерального университета по адресу: г. Казань, ул.
Кремлёвская, 35.

Автореферат разослан «____» ____ 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



Р.М. Зелеев

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Доля урбанизированных территорий и, соответственно, городского населения постоянно увеличивается. Видовой состав биоты городских агломераций, структура популяций и сообществ, как правило, не случайны, а являются отражением объективных процессов, протекающих в специфических условиях и представляющих собой процесс синурбизации - адаптации вида к условиям жизни в городе (Гливич, 1980; Andrzejewski et al., 1978). Городские экосистемы – один из самых интересных объектов, позволяющий за относительно небольшой период времени получить богатейший разносторонний материал, характеризующий пределы устойчивости, пути и варианты адаптивной стратегии популяций различных видов организмов (Вершинин, 2005). Экологические исследования, выполняемые на урбанизированных территориях актуальны и необходимы для прогнозирования потенциальных последствий этого процесса. Земноводные весьма удобны для оценки состояния экосистем (как наземных, так и водных), а также для использования в лабораторных исследованиях. Популяции амфибий являются хорошим модельным объектом, как на эталонных, так и на антропогенно-преобразованных территориях. Их широкое распространение и приуроченность популяций к определенным местам обитания, популяционный полиморфизм, способность аккумулировать поллютанты (тяжелые металлы, радионуклиды и др.) возможность использования отдельных видов в условиях лабораторного эксперимента, хорошая изученность их экологии и биологии позволяют использовать данную группу позвоночных для индикации состояния среды (Плисс, Худoley, 1979; Вершинин, 1982; Иванова, 1982; Пястолова и др., 1996). В популяциях земноводных всегда можно обнаружить некоторое количество особей с морфологическими отклонениями (Borkin, Pikulik, 1986; Hebard, Brunson, 1963; Talvi, 1994). Эмбриогенез амфибий наиболее уязвим и зависим от абиотических факторов в сравнении с другими наземными позвоночными. Отклонения эмбриогенеза, и как следствие морфогенеза, отмечаются с начальных стадий развития икры (Северцова, 2001). Наряду с естественными причинами появление девиантных особей часто индуцируется такими побочными следствиями человеческой деятельности, как загрязнение среды (Hazelwood, 1970; Cooke, 1973а,б; Rose, Harshbarger, 1977; Brooks, 1981; Osborn et. al., 1981; Mizgireuv et al., 1984; Harshbarger, Rose, 1989; Alvarez, 1995), изменение радиоактивного фона (Okawa, 1994), инбридинговая депрессия (Simberloff, 1983; Flindt, 1985; Cunningham et. al., 1994). Популяции земноводных, морфофункциональная специфика которых во многом формируется в ходе развития, представляют собой удобный объект для изучения экологической компоненты онтогенеза.

К настоящему времени нормальный онтогенез амфибий изучен достаточно хорошо. Но работ, касающихся экологической составляющей онтогенетических процессов и ее влияния на изменчивость, посвященных специфике процессов адаптации и морфогенеза в градиенте антропогенной трансформации и загрязнения сравнительно немного (Вершинин и др., 2006). Изучение специфики процессов формообразования в условиях антропогенной трансформации среды представляется весьма актуальным.

Цель работы: изучение особенностей изменчивости скелета сеголеток трех видов бесхвостых амфибий (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. ridibunda*) и оценка ее специфики в зависимости от видовой принадлежности и в градиенте антропогенной трансформации среды.

В задачи диссертационной работы входило:

1. Анализ изменчивости скелетной морфологии сеголеток изучаемых видов; составление общего и видовых спектров выявленных девиантных структур;
2. Сравнение частот и спектров изменчивости скелетных структур в зависимости от видовой принадлежности;
3. Изучение вариабельности морфологии скелета в зависимости от степени антропогенной трансформации и паразитарной инвазии;
4. Сравнительный анализ возможных причин сходства и различия качественного состава, частот встречаемости скелетных девиаций и аномальных особей у трех видов рода *Rana*.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

В природных популяциях остромордой, травяной и озерной лягушек выявлено 23 варианта скелетных аномалий. Преобладающими типами аномалий у всех видов являются разрыв тела позвонка и асимметрия тела позвонка; На третьем месте по встречаемости у *R. arvalis* находятся отклонения в строении уростилия; у *R. temporaria* – деформация костей конечностей; у *R. ridibunda* - асимметрия поперечных отростков позвонка.

Разнообразие спектра скелетных аномалий сеголеток природных популяций трех видов рода *Rana* снижается в ряду *R. arvalis* (17 вариантов) — *R. temporaria* (16 вариантов) — *R. ridibunda* (12 вариантов).

Частота встречаемости животных со скелетными аномалиями в популяциях и среднее число аномалий на особь снижается от *R. arvalis* к *R. ridibunda* и *R.*

temporaria что, вероятно связано с межвидовыми различиями в формообразовательной потенции и выживаемости сеголеток.

Инвазированность цистами трематод в сочетании с изменением химизма среды нерестовых водоемов и эвтрофикацией может существенно влиять на формирование девиантных форм скелета у *R. arvalis*.

Научная новизна и теоретическая значимость результатов исследования:

Впервые установлены спектры девиантных форм скелета сеголеток природных популяций трех видов рода *Rana*. Получены данные о закономерностях изменения спектра и частоты встречаемости скелетных девиаций изучаемых видов в градиенте урбанизации. Впервые для Палеарктики показана возможность влияния инфицированности сеголеток остромордой лягушки *R. arvalis* цистами трематод на морфогенез скелета. Результаты настоящего исследования вносят вклад в развитие представлений о специфике процессов морфогенеза амфибий в природных популяциях.

Практическая значимость: Результаты исследования могут служить основой для разработки новых методов биоиндикации и экологического мониторинга. Установлена связь антропогенной трансформации водоемов (эвтрофикации и загрязнения) с церкариозами, обуславливающими рост частоты животных со скелетными аномалиями. Данные работы имеют эпидемиологическое значение, т.к. сеголетки остромордой лягушки являются индикаторами паразитарного загрязнения урбанизированных экосистем (церкариоза), напрямую отражающегося на состоянии здоровья человека. Наиболее информативным, хорошо отражающим градиент антропогенной трансформации среды видом (из 3х изученных) оказалась остромордая лягушка, обладающая высокой пластичностью и вариативностью приспособительной стратегии.

Материалы диссертационного исследования внедрены в учебный процесс кафедр зоологии и экологии Уральского федерального университета.

Апробация работы: Материалы работы были представлены на третьей международной научно-практической конференции «Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития» (Ишим, 2008), второй Всероссийской научно-практической конференции «Экологические системы: Функциональные и прикладные исследования» (Нижний Тагил, 2008), Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Казань, 2009), конференции молодых ученых «от Южных гор до Северных морей» (Екатеринбург, 2010).

Личный вклад автора. Автором в период 2003, 2004, 2006, 2007 гг. собран и обработан коллекционный материал по трем видам бесхвостых амфибий рода *Rana*. Выполнена работа по анализу девиантных форм скелета постметаморфических

особей, обобщению и интерпретации полученных данных. Доля участия автора в подготовке публикаций работ с соавторами составила 50%.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, в которых отражены основные положения диссертации, 2 из них – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 126 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Основной текст диссертации включает 30 рисунков и 20 таблиц. Список литературы включает 212 источников, из них 86 на иностранных языках.

Благодарности: Автор выражает особую благодарность научному руководителю д. б. н., доценту В.Л. Вершинину за помощь в написании данной диссертационной работы и н. с., к. б. н. С.Д. Вершининой за помощь в освоении методики просветления мягких тканей и при обсуждении результатов, к.б.н. О.Н. Жигилевой и младшему научному сотруднику А.В. Бураковой за определение цист трематод. Автор также выражает признательность всем тем, кто так или иначе, способствовал созданию этой работы.

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ АМФИБИЙ

В главе приведен обзор литературы, посвященной вопросам встречаемости морфологических отклонений в популяциях земноводных.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал и методика

Основная часть материалов собрана на территории городской агломерации Екатеринбурга и в пригороде (2003-2004 и 2006-2007 гг.). За пределами городских агломераций животные из естественных местообитаний также были собраны в окрестностях пос. Тюбук, пос. Бажуково, пос. Ключи, оз. Кожакуль, кроме того в анализ включена выборка (2004 г.) сеголеток остромордой лягушки из популяции, населяющей юго-западный берег оз. Берданиш, находящегося на участке Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). Также использованы коллекционные сборы В.Л.Вершинина и его данные по гематологии 988 сеголеток (Вершинин, 2004, 2008). Проанализированы выборки сеголеток 3-х видов рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall., 1771, *R. arvalis* Nilss., 1842, *R. temporaria* L., 1758. Общий объем материала – 1068 экз. (*R. arvalis* – 499 экз., *R. temporaria* – 275 экз., *R. ridibunda* – 294 экз.).

Гидрохимические анализы выполнены в Уральском научно-исследовательском институте водных биоресурсов и аквакультуры.

Для детального исследования морфологии скелета сеголеток использован метод просветления мягких тканей Даусона (Dawson, 1926). Для исследования межвидовых и межзональных различий составлялись и сравнивались ширина спектров и частоты встречаемости аномалий. Степень перекрывания спектров (С) рассчитывалась с помощью индекса Мориситы (Morisita, 1958): Различия в частоте встречаемости оценивали с помощью χ - критерия, сравнение показателей крови выполнено с помощью дисперсионного анализа, дистанционность спектров оценивалась с помощью кластерного анализа (последние два показателя - в Statistica For Windows 6.0). 2.2

2.2. Классификация девиантных форм скелета

Приводимые в данном разделе данные основываются на результатах обобщения проведенных нами исследований морфологии скелетных структур сеголеток остромордой, травяной и озерной лягушек, из изученных природных популяций; за основу классификации также взяты варианты аномалий, выделяемые Rostand (1958), A.Dubois (1979), M.J.Tyler (1989), Е.Е. Коваленко (2000). В ходе работы были выделены следующие варианты морфологических аномалий, отмечавшихся в изученных выборках: мандибулярная гипоплазия, брахицефалия, разрыв (продольное «расщепление») позвонка (незамкнутая невральная дуга, неслитые половинки тела), асимметрия позвонка (невральной дуги, тела), асимметрия поперечных отростков позвонка (по длине, ширине и направлению), фрагментация позвонка, слияние позвонков, отклонения в строении уростиля, нарушение причленения таза к позвоночнику, неполное окостенение позвонка, эктромелия, брахимелия, выпадение фаланги, эктродактилия, клинодактилия, олигодактилия, утолщение фаланг стопы, асимметрия длины стопы, асимметрия толщины фаланг кисти, асимметрия пропорций бедра, асимметрия диаметра костей конечностей, искривление фаланги, деформация костей конечностей.

2.3. Типизация урбанизированной территории

Для сравнительного анализа показателей в градиенте урбанизации использована разработанная ранее В.Л. Вершининым (1980а) типизация городских ландшафтов. В основу деления на зоны положена освоенность территории человеком. Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований была подтверждена многолетними результатами гидрохимических анализов нерестовых водоемов.

В пределах крупного промышленного города выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом не его топографическим

положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории (степень интенсивности жилой застройки, этажность, плотность и другие особенности, наличие бытового и промышленного загрязнения). **I зона.** Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют. **II зона.** Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности. **III зона.** Малоэтажная застройка, в основном районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам. **IV зона.** Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки. В качестве контрольного была выбрана лесная территория в 23 км от г. Екатеринбурга, населенная сибирским углозубом, обыкновенным тритоном, серой жабой и остромордой лягушкой.

2.4. Описание местообитаний

В данном разделе приводится подробное описание растительной компоненты местообитаний земноводных, особенностей их пространственной структуры, топографии, нерестовых водоемов, видового состава земноводных. Топографическое положение местообитаний земноводных представлено на схеме г. Екатеринбурга (рис. 1).

ГЛАВА 3. ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЕМОВ

За годы наблюдений (2003 - 2004, 2006 - 2007 гг.) за водной средой малых водоемов, используемых амфибиями для икрометания, установлен ряд особенностей, характеризующих состояние среды, в которой протекает их онтогенез. Так, отмечено, что pH воды с ростом урбанизации становится ближе к нейтральному ($F(3, 67)=7,5227$, $p=0,0002$), тогда как в загородных водоемах отмечается закисление.

На территории городской агломерации существенно выше содержание сульфатов ($F(3, 73)=6,0180$, $p=0,001$) и хлоридов ($F(3, 67)=9,9119$, $p=0,00002$), значительно ($F(3, 70)=13,233$, $p<<0,0001$) увеличена общая минерализация. Пределы абсолютных значений минерализации водоемов зоны многоэтажной застройки соответствуют значениям вод с относительно повышенной минерализацией или даже солоноватых (Молчанова и др., 2009). Соотношение перманганатной окисляемости, увеличивающейся ($F(3, 70)=6,6540$, $p=0,0005$) обратно-

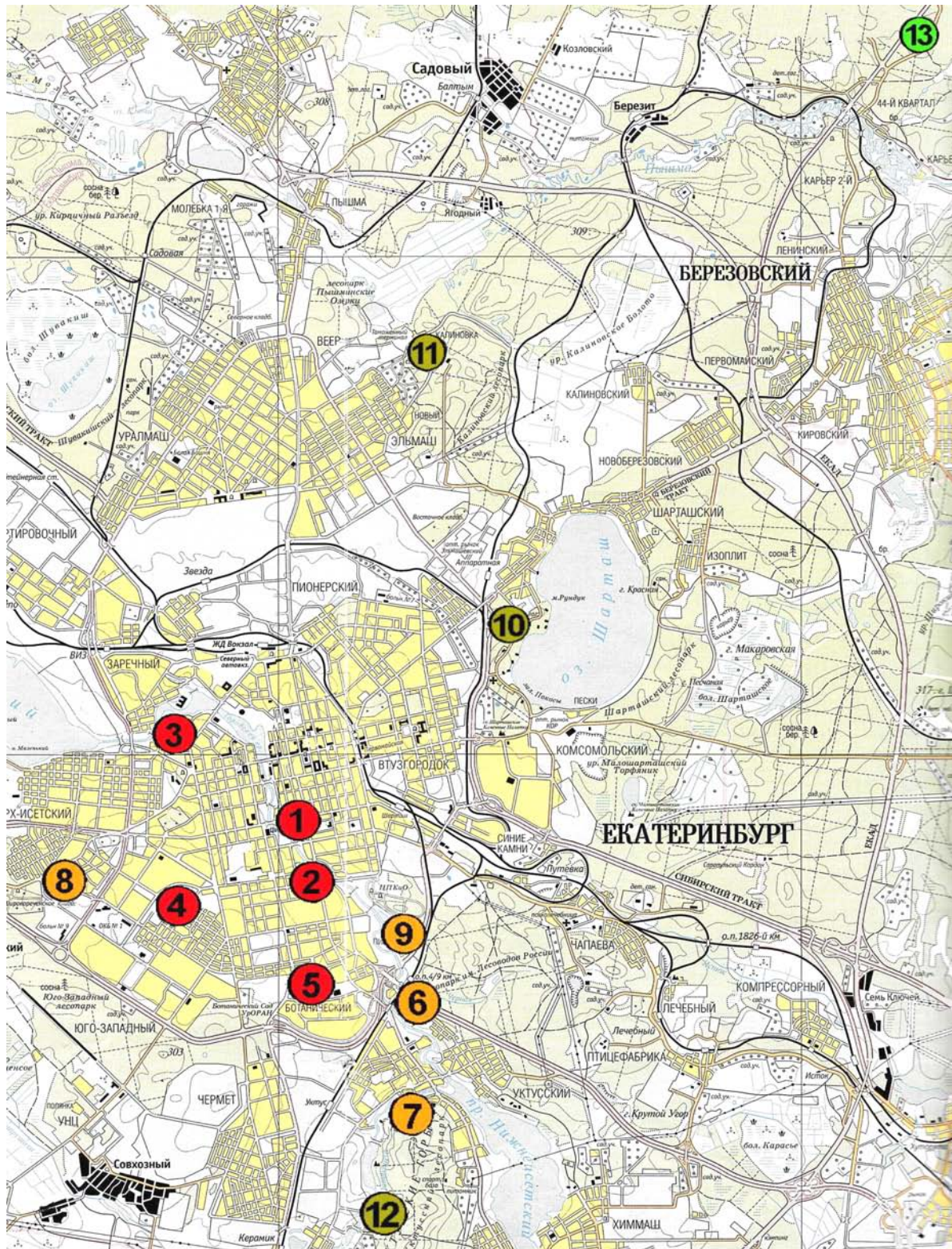


Рисунок 1 - Местообитания земноводных на территории городской агломерации
Екатеринбурга

(1 - ул. Куйбышева, 2 - ул. Белинского, 3 - ул. Крылова,
4 - ул. Ясная, 5 - ост. Южная, 6 - ост. Самолетная, 7 - р. Патрушиха, 8 - ост.
Контрольная, 9 - ЦПК и О, 10 - Шарташский лесопарк, 11 - Калиновский лесопарк,
12 - р. Патрушиха (дальняя), 13 - Режевской тракт; ● – зона многоэтажной
застройки, ● – зона малоэтажной застройки, ● – лесопарковая зона, ● – загородная
популяция).

пропорционально градиенту урбанизации и биологического потребления кислорода говорит о значительной эвтрофикации городских водоемов. Приведенные гидрохимические параметры свидетельствуют о существенных изменениях в химизме водной среды местообитаний земноводных, расположенных на территории города. Значения основных гидрохимических показателей нерестовых водоемов земноводных за годы наблюдений (рис. 2) соответствуют степени антропогенной трансформации среды, отражающейся на особенностях онтогенеза обитающих в данных условиях амфибий.

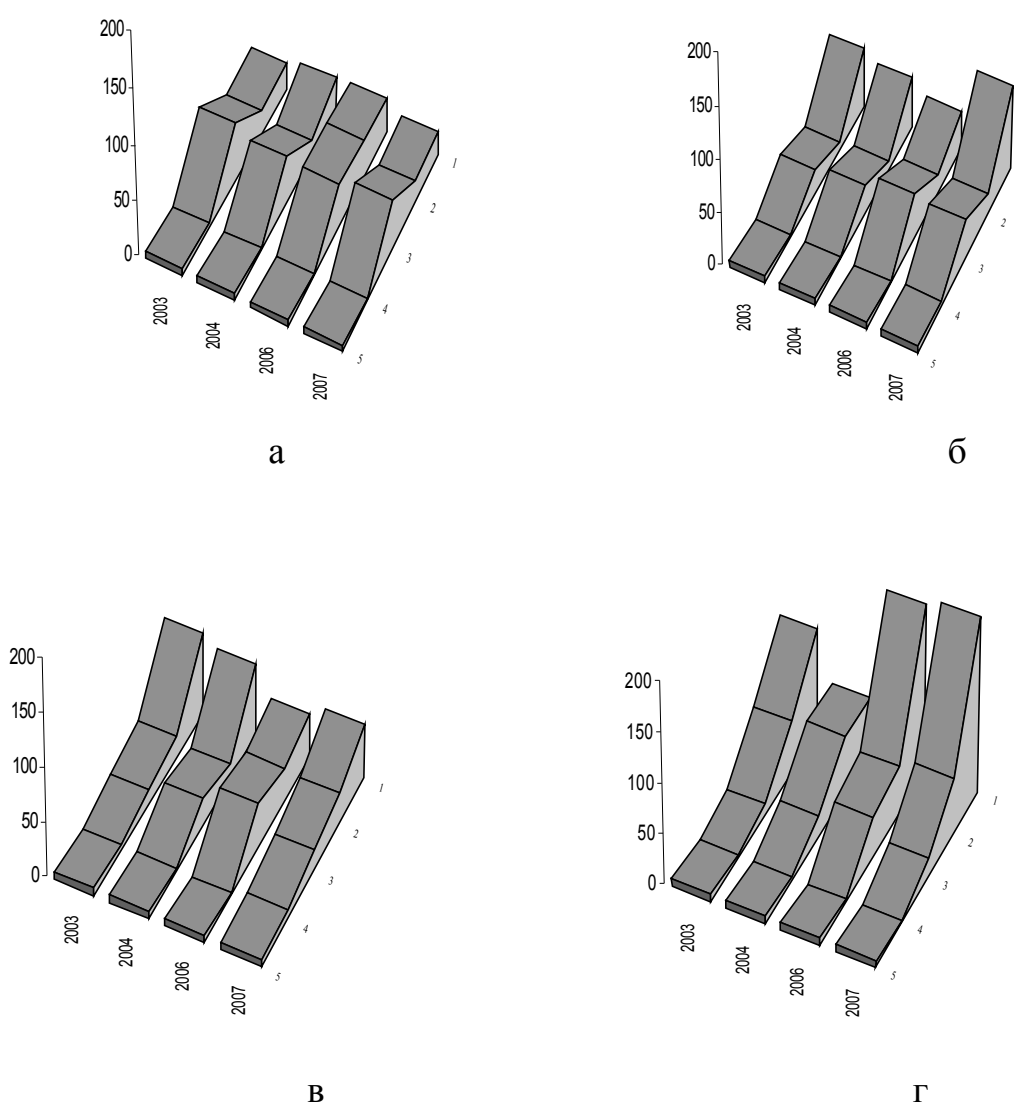


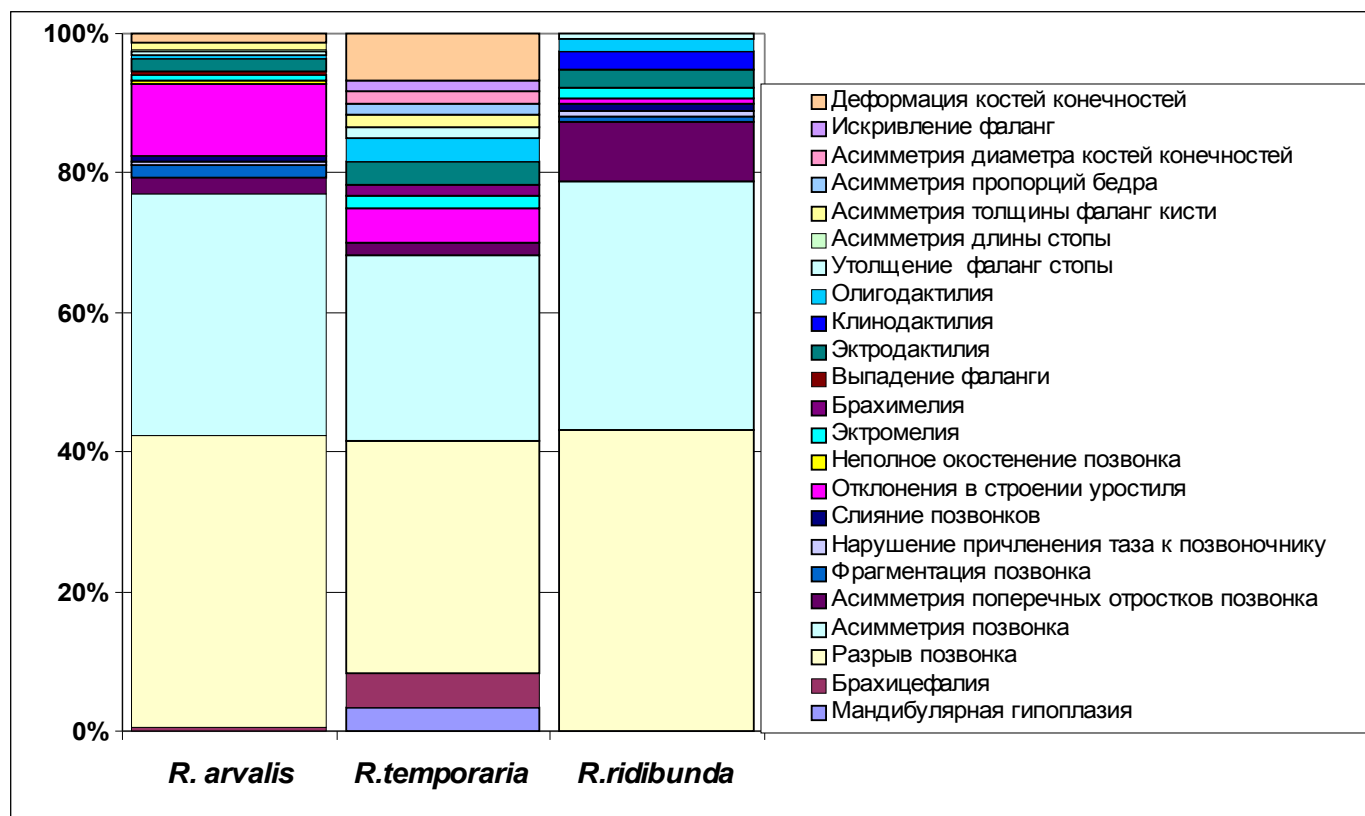
Рисунок 2 - Гидрохимические показатели нерестовых водоемов за ряд лет (а - многоэтажная застройка, б - малоэтажная застройка, в - лесопарк, г – загородная популяция; 1 – сульфаты, мг/дм³; 2 – хлориды, мг/дм³; 3 – перманганатная окисляемость, мг/дм³; 4 - BPK-5, мг/дм³; 5 - pH)

Таким образом, значительные изменения химизма поверхностных вод городской агломерации в сочетании с другими антропогенными факторами могут существенно влиять на функциональную и морфологическую специфику формирующихся генераций земноводных.

ГЛАВА 4. СПЕКТР И ЧАСТОТА ДЕВИАНТНЫХ ФОРМ СКЕЛЕТА

В ходе проведенного исследования обобщены данные по встречающимся вариантам морфологических отклонений скелетных структур, встречающихся в изученных популяциях у сеголеток остромордой, травяной и озерной лягушек. Отмечены следующие варианты аномалий: мандибулярная гипоплазия, брахицефалия, разрыв позвонка, асимметрия позвонка, асимметрия поперечных отростков позвонка, фрагментация позвонка, нарушение приращения таза к позвоночнику, слияние позвонков, отклонения в строении уростиля, неполное окостенение позвонка, эктромелия, брахимелия, выпадение фаланги, эктродактилия, клинодактилия, олигодактилия, утолщение фаланг стопы, асимметрия длины стопы, асимметрия толщины фаланг кисти, асимметрия пропорций бедра, асимметрия диаметра костей конечностей, искривление фаланг, деформация костей конечностей (всего 23 варианта). В целом, отмечено 17 вариантов скелетных отклонений у сеголеток остромордой лягушки, 16 – у травяной и 12 у озерной.

Встречаемость, спектр и его ширина различны у каждого из рассматриваемых видов (рис. 3). Пластичный и эвритопный вид - *R. arvalis* обладает самым широким спектром скелетных отклонений (и наибольшей их встречаемостью), в котором значительная часть вариантов приходится на осевой скелет (позвонки и их боковые отростки, уростиль) и меньшая на периферический (конечности, кисти, стопы, фаланги). *R. temporaria* – имеющая сходный по широте спектр скелетных девиаций, как остромордая лягушка, но только по числу вариантов, поскольку большая часть (свыше 50%) их связана с периферическим скелетом. Частота встречаемости скелетных аномалий у сеголеток травяной лягушки вдвое ниже, чем у остромордой и озерной. Представитель группы зеленых лягушек - *R. ridibunda* не только имеет самый узкий спектр девиаций, состоящий в большей степени из аномалий осевого скелета, тогда как варианты отклонений периферического скелета немногочисленны. Наблюдаемые у изучаемых видов различия - результат реализации формообразовательного потенциала в динамичных условиях среды. Итог зависит от экологической пластичности, толерантности, а также уровня выживаемости потомства на разных этапах жизненного цикла (эмбрионального, личиночного развития, прохождения метаморфоза) до момента завершения метаморфоза.



Средовая компонента играет большую роль в формировании морфооблика новой генерации амфибий. Спектр и частота аномалий скелета земноводных подвержены изменениям в градиенте урбанизации (рис. 2а, 2б, 2в). Так, у *R. arvalis* встречаемость животных с девиантными формами скелета на урбанизированных территориях увеличивается вдвое в сравнении с загородной популяцией, также значительно растет частота аномалий. Число вариантов отклонений выше на урбанизированных территориях, максимальное разнообразие отмечается в зоне малоэтажной застройки (табл. 1).

Таблица 1 - Изменение встречаемости аномалий и аномальных особей *R. arvalis* в зависимости от степени урбанизации

Зона	Частота аномалий (%)	Частота аномальных особей (%)	Число вариантов	Доля сочетанных аномалий (%)	Среднее число аномалий на особь
II	40,6	25	5	38,3	0,41
III	47,3	30	10	32,7	0,47
IV	50,8	32,5	8	29,5	0,51
K	24,6	13,6	6	34,5	0,25

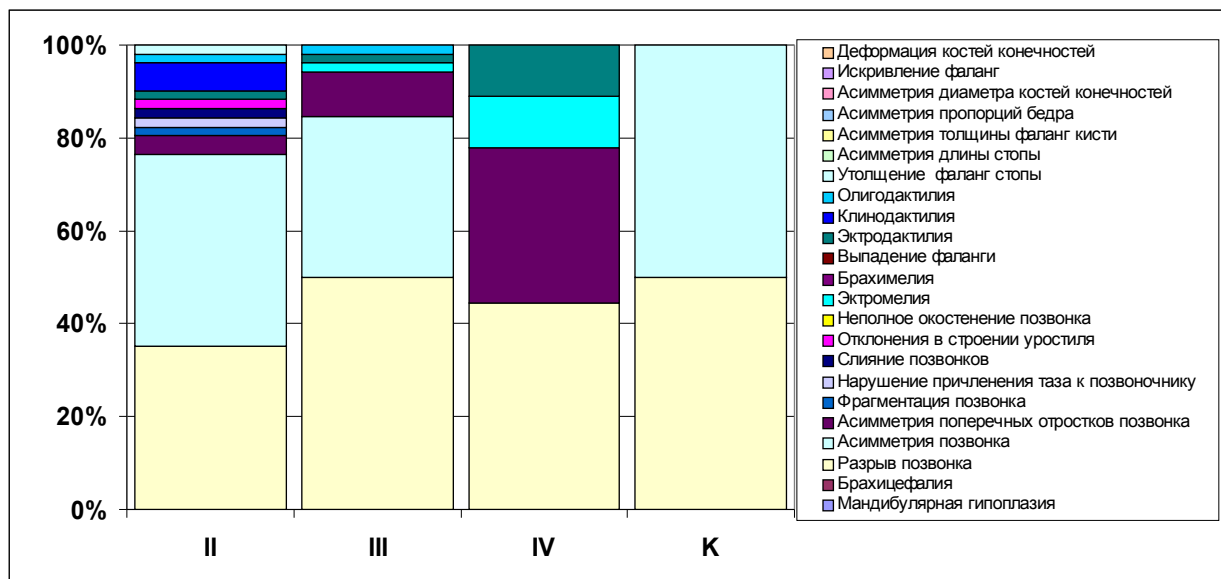
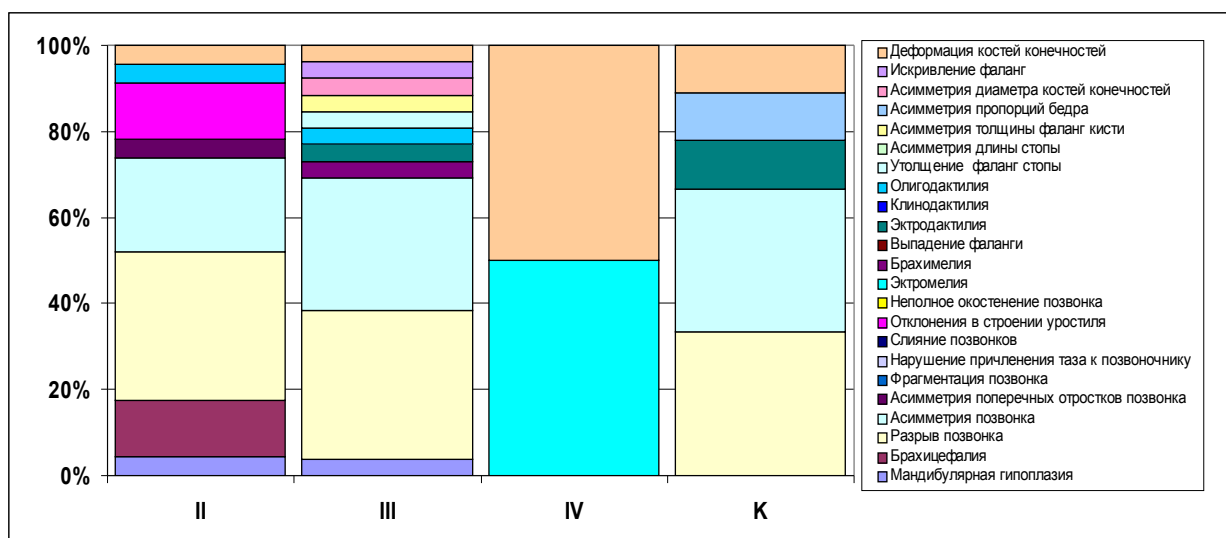
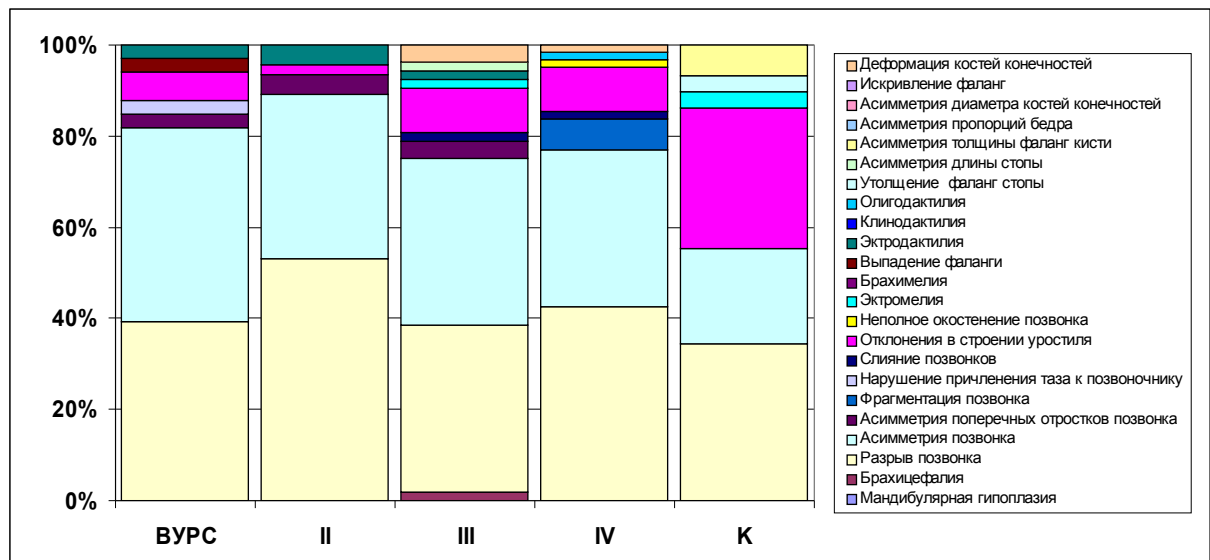


Рисунок 2 - Изменение спектров аномалий в градиенте антропогенной трансформации (а- остромордая, б- травяная, в- озерная лягушка)

Доля сочетанных аномалий находится на близком уровне во всех зонах немного увеличиваясь в зоне многоэтажной застройки. Среднее число аномалий на особь устойчиво выше на урбанизированных территориях. Частота аномалий и особей с отклонениями скелета достигает максимальных значений в лесопарковой зоне, плавно и не значимо снижаясь к зоне малоэтажной застройки. По спектрам и частоте встречаемости скелетных аномалий выборки из зон с разным уровнем урбанизации оказались близки между собой и дистанцированы от загородной популяции. Перекрывание спектров скелетных отклонений сеголеток из разных зон свидетельствует о значительной близости всех популяций ($C = 96,5 - 97,3\%$), населяющих урбанизированные территории и их отличие от загородной популяции ($C = 62,3 - 68,4\%$).

Анализ выборки сеголеток *R. arvalis* с загрязненной радионуклидами территории (ВУРС), безусловно, необходимо обсуждать отдельно, в связи с высокой специфичностью данного типа загрязнения. Выживаемость эмбрионов к 30 стадии (Дабагян, Слепцова. 1972) на территории ВУРСа составляет 11,8% (Вершинин, 2007). Спектр выявленных здесь аномалий скелета сравнительно узок и насчитывает 7 вариантов. Наиболее распространены - асимметрия позвонка, разрыв позвонка и отклонения в строении уростиля. Возможно, выпадение фаланги является своеобразным маркером данного типа загрязнения. Доля сочетанных аномалий невелика – 27,3, против 34,5% в загородной популяции. Однако встречаемость животных с аномалиями скелета в данной популяции составляет 68,6%, что значимо (χ^2 изменяется в пределах 14,6 – 42,3; $p < 0,001$) отличается от всех других популяций, а среднее число девиаций на особь максимально – 0,94 (т.е. они отмечены практически у каждого животного). Суммарная встречаемость аномалий существенно ($\chi^2 = 58,97$; $p < 0,001$) превышает загородную и все изученные популяции (χ^2 изменяется в пределах 21,4 – 31,2; $p < 0,001$). Спектр аномалий сеголеток из этой популяции значительно дистанцирован по составу и частоте (рис. 2а) от всех других популяций, и слабо перекрывается ($C = 35,1\%$) с загородной популяцией, в сравнении с популяциями, населяющими территорию городской агломерации. Перекрывание со спектрами популяций городской агломерации (зоны II, III, IV) высоко ($C = 75,1$; 74,4 и 79,5% соответственно).

Для травяной лягушки картина динамики спектра аномалий скелета в зависимости от степени урбанизации сходна с остромордой, но обладает рядом специфических черт. Встречаемость особей с аномалиями скелета на урбанизированных территориях увеличивается в 2-3 раза в сравнении с загородной популяцией), положительно коррелируя с уровнем минерализации водоемов ($R = 0,98$; $F = 41$; $p = 0,02$), также значительно растет частота аномалий. Число

вариантов отклонений выше на селитебных территориях (зоны II и III), достигая максимума в зоне малоэтажной застройки (табл. 2).

Таблица 2 - Изменение встречаемости аномалий и аномальных особей *R. temporaria* в зависимости от степени урбанизации

Зона	Частота аномалий (%)	Частота аномальных особей (%)	Число вариантов	Доля сочетанных аномалий (%)	Среднее число аномалий на особь
II	33,8	14,7	8	30,4	0,34
III	22,8	19,3	11	15,38	0,23
IV	11,8	11,8	2	0	0,12
K	11,8	6,6	5	22,2	0,1

Доля сочетанных аномалий увеличивается в зоне многоэтажной застройки. Среднее же число аномалий на особь вдвое выше на селитебных территориях. Частота особей с отклонениями скелета достигает максимальных значений в зоне малоэтажной застройки, только здесь достигая существенных различий с загородной популяцией, снижаясь в зоне II. Частота аномалий скелета достигает максимальных значений в зонах II и III, значимые различия отмечаются в зоне многоэтажной застройки и в лесопарковой зоне. По спектрам и частоте встречаемости скелетных аномалий животные из зон II и III оказались близки, дистанцирована только малая по объему ($n=17$) выборка из лесопарковой зоны.

Расчет индекса Мориситы показал, что наиболее сходными ($C=82,7\%$) оказались спектры скелетных отклонений сеголеток из селитебных зон (II и III), при этом зона малоэтажной застройки в большей мере ($C=79,0\%$) перекрывается с загородной популяцией, чем зона II ($C=56,0\%$).

У озерной лягушки, вида-вселенца на восточном склоне Среднего Урала (Вершинин, 1981, 1990б, 2005б), изменения спектра аномалий скелета в зависимости от степени урбанизации касаются преимущественно территории городской агломерации (II, III и IV зоны). Так, на урбанизированной территории встречаемость особей с аномалиями скелета значимо возрастает от лесопарковой зоны к зоне многоэтажной застройки более чем вдвое. Число вариантов отклонений выше на урбанизированных территориях, максимальное разнообразие отмечается в зоне многоэтажной застройки (табл. 3). Частота аномалий скелета также достигает максимальных значений в зонах II и III, значимо отличаясь от лесопарковой зоны. Сравнение перекрывания спектров показало, что наиболее сходными ($C=95,0\%$) оказались спектры скелетных отклонений сеголеток из селитебных зон (II и III), слабо перекрываясь с лесопарковой зоной ($C=35,4$ и $43,8\%$ соответственно).

Таблица 3 - Изменение встречаемости аномалий и аномальных особей *R. ridibunda* в зависимости от степени урбанизации

Зона	Частота аномалий (%)	Частота аномальных особей (%)	Число вариантов	Доля сочетанных аномалий (%)	Среднее число аномалий на особь
II	45,5	33,9	11	13,7	0,46
III	44,8	28,4	6	40,4	0,45
IV	16,07	12,5	4	20	0,18
K	60	40	2	33,3	0,6

В целом для изученных видов наибольшее число вариантов аномалий для остромордой и травяной лягушки приходится на зону малоэтажной застройки (10 и 11 соответственно), а для озерной лягушки на зону многоэтажной застройки (11 вариантов). При этом максимальная частота аномалий у *R. arvalis* отмечена в лесопарковой зоне – 50,8, а у *R. temporaria* – и *R. ridibunda* в зоне многоэтажной застройки – 33,8 и 45,5% соответственно.

Сочетанные аномалии (в % от общего их числа) наиболее часты у озерной лягушки и достигают максимальной встречаемости в популяциях зоны многоэтажной застройки – 40,4%; сходная картина отмечается у остромордой и травяной лягушки – 38,3 и 30,4 % в зоне II. Самое высокое среднее количество аномалий на особь в градиенте урбанизации отмечено у *R. arvalis* в лесопарковой зоне и зоне малоэтажной застройки - 0,48 и 0,47 экз/ос., для *R. ridibunda* близкие значения характерны для селитебных территорий (зоны II и III соответственно) – 0,46 и 0,45 экз/ос., для *R. temporaria* характерно сравнительно низкое число аномалий на особь, достигающее максимума – 0,34 в зоне многоэтажной застройки и плавно снижающееся к загородной популяции до 0,1 экз/ос.

Для аборигенных видов (*R. arvalis* и *R. temporaria*) разнообразие девиантных форм скелета выше в популяциях селитебных территорий с промежуточной степенью антропогенной трансформации (зона III), тогда как в популяциях зоны многоэтажной застройки происходит снижение частоты животных со скелетными отклонениями и сужение их спектра. Озерная лягушка на территории городской агломерации демонстрирует устойчивый рост частоты особей с девиантными формами скелета и широты их спектра в градиенте урбанизации. Динамика встречаемости аномалий в градиенте урбанизации в целом сходна с изменением среднего числа аномалий на особь у всех изученных видов.

При оценке дистанцированности спектров скелетных аномалий сеголеток каждого из видов в градиенте урбанизации только на основании их качественного состава отмечено, что уровень отличия бурых лягушек селитебной зоны и пригородного леса примерно одинаков, но различия популяций селитебных зон (II и III) у *R. arvalis* минимальны, в то время, как животные из загородной популяции и лесопарковой зоны дистанцированы как между собой, так и от зон II и III.

Для травяной лягушки отмечена обратная картина – при минимальных различиях загородной популяции и лесопарковой зоны животные из зон II и III дистанцированы от них, а также между собой.

У вида-вселенца - *R. ridibunda* различия спектров аномалий у животных из популяций зоны малоэтажной застройки и лесопарка минимальны, а спектр девиантных форм из популяций, населяющих зону многоэтажной застройки дистанцирован как от первых двух, так и от немногочисленной выборки из загородной популяции.

Изменение спектра скелетных аномалий сеголеток остромордой лягушки в градиенте урбанизации проходит через дестабилизацию - его расширение, рост частоты встречаемости девиаций и аномальных особей (в зонах IV и III) к стабилизации в зоне II. У сеголеток травяной лягушки также отмечается всплеск вариантов девиаций, встречаемости отклонений и аномальных особей, но в отличие от *R. arvalis* стабилизации не происходит – частота аномалий продолжает расти, втрое превышая загородную норму. Для сеголеток озерной лягушки по всем перечисленным параметрам (число вариантов, встречаемость отклонений и особей с аномалиями) в градиенте урбанизации отмечается устойчивый рост, что вероятно связано с незавершенностью процесса встраивания данного адвентивного вида в биогеоценозы восточного склона Среднего Урала.

Дистанцированность качественных характеристик спектров скелетных аномалий сеголеток всех трех видов отражает наличие урбанистического градиента и обладает видовой спецификой, определяющей вышеуказанные различия.

По значимости отмеченных различий, градиентам дистанцированности, перекрыванию, сходству и различию по качественным и количественным параметрам остромордая лягушка оказалась наиболее информативным видом амфибий, всесторонне отражающим степень урбанизации.

ГЛАВА 6. СВЯЗЬ МОРФОГЕНЕЗА СКЕЛЕТА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ С ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИЕЙ

Земноводные и их личинки являются промежуточными и факультативными хозяевами целого ряда паразитов, конечными хозяевами которых могут быть рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие (Мазурмович, 1951; Судариков, 2002). Человек также может оказаться неспецифическим хозяином паразитов, чей цикл проходит через земноводных (Рыжиков и др., 1980).

Возможность влияния паразитарной инвазии на особенности морфогенеза амфибий была высказана на основании полевых (Ruth, 1987) и экспериментальных (Sessions, Ruth, 1990; Johnson et al., 1999; Rajakaruna et. al., 2008) исследований.

Как было показано выше, наибольшее разнообразие по числу вариантов скелетных аномалий встречается в зонах малоэтажной застройки и лесопарковой зоне города. В целом, наибольшая частота встречаемости скелетных аномалий и аномальных особей отмечена у сеголеток из популяций лесопарковой зоны (IV) – 50,8 и 32,5% соответственно. В этих популяциях значительную долю занимают аномалии позвонков и уростиля. У сеголеток из лесопарковой зоны города и лесной популяции в 2006 году после просветления мягких тканей обнаружено большое количество цист трематод в непосредственной близости с аномалиями позвонков и уростиля. Аномалии уростиля у сеголеток лесопарковой зоны в 50% сочетаются с присутствием цист трематод, а в загородной популяции отмечены только при наличии цист. Именно механическое препятствие в виде наличия цист в зонах активного морфогенеза, приводит к формированию девиантных форм скелета (Hecker, Sessions, 2001).

В популяциях лесопарковой зоны в 2006 году отмечено совпадение пика частоты встречаемости скелетных аномалий со степенью инфицированности сеголеток *R. arvalis* цистами трематод и увеличением процента эозинофилов в периферической крови, характеризующим ответ иммунной системы на инвазию (Чернышова, Старостин, 1994). Вероятно, именно результатом сочетанного действия эвтрофикации, загрязнения и паразитарной инвазии является высокая доля скелетных аномалий среди инфицированных животных в лесопарковой зоне в 2006 году и в целом за годы наблюдений.

Отсутствие церкариоза у сеголеток остромордой лягушки в популяциях селитебных территорий (зонах II и III) объясняется исчезновением ряда видов паразитов в силу разрыва биоценотических связей (Зарипова, 2010), обеспечивающих успешную реализацию жизненного цикла бигенетических трематод, ответственных за появление скелетных аномалий. В целом, за годы наблюдений вклад паразитарной инвазии в формирование девиантных форм скелета составил 57,1% в лесопарковой зоне и 18,9% в лесной популяции ($\chi^2=7,14$, $p<0,01$). Несмотря на сходную инвазированность лесных и лесопарковых популяций (30,4 против 36,9%), стабильность онтогенеза во втором случае ниже в 3,26 раза, что, вероятно, связано с сочетанным действием поллютантов и инцистированных метацеркарий. В целом, встречаемость животных с цистами заметно выше в лесопарковой зоне 32,5 и 11,7% соответственно ($\chi^2=7,15$; $p<0,01$). Таким образом, установлено возможное влияние инфицированности цистами трематод на морфогенез скелета *R. arvalis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравниваемые виды имеют низкую долю аномалий периферического скелета – она сравнительно высока у травяной - 5,45 и снижается от озерной - 3,7 к остромордой лягушке – 3%. Встречаемость отклонений осевого скелета убывает в соответствии с общей встречаемостью аномалий и аномальных особей в целом - наибольшая у *R. arvalis* (41,5%), ниже у *R. ridibunda* – 36,4 и более чем вдвое меньше у *R. temporaria* – 16,4%.

Показано (Cooke, 1981), что одной из типичных реакций головастиков на загрязнение является искривление осевого скелета. Для урбанизированных территорий максимальная доля аномалий осевого скелета у остромордой лягушки приходится на лесопарковую зону (49,2%) что, по-видимому, обусловлено влиянием цист трематод в сочетании с загрязнением и эвтрофикацией водоемов. У травяной лягушки пик аномалий осевого скелета отмечен в зоне многоэтажной застройки – 38,9%, а у *R. ridibunda* - наибольшая встречаемость отклонений осевого скелета также в популяциях селитебных территорий (40,2% в зоне многоэтажной и 46,6% в зоне малоэтажной застройки).

Максимальные значения девиаций периферического скелета распределяются для трех изученных видов иначе: у сеголеток *R. arvalis* и *R. temporaria* в зоне малоэтажной застройки - 4,5 и 6,1% соответственно. У озерной лягушки этот пик отмечается в популяции зоны многоэтажной застройки – 5,4%. На Восточно-Уральском радиоактивном следе при сравнительно узком спектре аномалий и его специфичности доля аномалий осевого скелета у сеголеток *R. arvalis* высока – 88,6% и почти вдвое превосходит значения для животных с городских территорий. Девиации периферического скелета также достигают на ВУРСе самых высоких значений – 5,7%, что, вероятно, связано с тем, что уровень депонирования стронция в костях позвоночных животных, на этой территории до сих пор превышает допустимые значения (Уткин и др., 2004).

Среднее число аномалий на особь у остромордой и озерной лягушек стабильно выше на урбанизированных территориях (примерно вдвое – 0,41-0,51 для *R. arvalis* и 0,46-0,45 для *R. ridibunda*), тогда как у *R. temporaria* отмечается прогрессивный рост от 0,1 в загородной популяции до 0,34 в зоне многоэтажной застройки.

В урбанистическом градиенте у остромордой лягушки наблюдается рост разнообразия и встречаемости аномалий, а также аномальных особей в популяциях с промежуточными уровнями антропогенной трансформации (зона IV и III). Тогда как в популяциях зоны II происходит определенная стабилизация, выражающаяся в снижении частоты девиантных форм и сужении их спектра, что, возможно,

свидетельствует о наступившей синурбизации – адаптации к условиям городской среды, выражающейся в нелинейности наблюдаемых изменений.

У травяной лягушки на урбанизированных территориях отмечается рост, как по встречаемости аномалий, так и по частоте аномальных особей с незначительным спадом к зоне II. Только для этого вида отмечена линейная скоррелированность доли девиантных особей с минерализацией нерестовых водоемов ($R=0,98$; $F=41$; $p=0,02$). При внешнем сходстве в суммарном разнообразии выявленных для этого вида отклонений по числу вариантов (но не по самим вариантам девиаций) с *R. arvalis*, частота встречаемости аномалий и девиантных особей низка. Это на наш взгляд связано с высокой смертностью особей *R. temporaria* в период метаморфоза. Различия между потенциальным и реализованным спектрами тем больше, чем ниже пластичность, толерантность и соответственно, выживаемость особей новой генерации в ходе развития. Именно элиминацией части генерации определяется разнообразие и встречаемость девиантных форм скелета метаморфизирующих сеголеток.

Озерная лягушка в градиенте урбанизации демонстрирует стабилизацию (выход на плато) по встречаемости аномалий и незначительный рост от зоны III к зоне II по частоте аномальных особей.

Максимальная выживаемость к 53й стадии (Дабагян, Слепцова, 1972) в зоне многоэтажной застройки снижается в ряду *R. ridibunda* — *R. arvalis* — *R. temporaria* (Вершинин, 2006). Различия в выживаемости видов на урбанизированной территории связаны с особенностями репродуктивной стратегии рассматриваемых видов (Вершинин, 2001; Verшинin, 1997) существенно влияющей на формирование спектра изменчивости дефинитивного скелета и встречаемость девиантных форм.

Для каждого из изученных видов отмечены варианты девиаций, характерные лишь для урбанизированных (или селитебных в случае *R. ridibunda*) территорий. Так, у *R. arvalis* это асимметрия поперечных отростков позвонка и эктродактилия, у *R. temporaria* - брахицефалия, мандибулярная гипоплазия и асимметрия поперечных отростков позвонка, а у *R. ridibunda* - олиго- и клинодактилия.

Анализ сочетания общей частоты и спектра девиантных форм скелета показал, что наиболее информативным, хорошо отражающим градиент антропогенной трансформации среды видом оказалась остромордая лягушка, широко распространенная в разных типах ландшафтов на естественных и антропогенно-преобразованных территориях Урала, обладающая широкими адаптивными возможностями и пластичным вариантом репродуктивной стратегии.

ВЫВОДЫ

1. Выявлен спектр скелетных аномалий сеголеток в природных популяциях трех видов рода *Rana*, сужающийся в ряду: *R. arvalis* (17 вариантов) — *R. temporaria* (16 вариантов) — *R. ridibunda* (12 вариантов).

2. Для всех видов преобладающими типами аномалий являются разрыв позвонка и асимметрия позвонка. На третьем месте по встречаемости у *R. arvalis* находятся отклонения в строении уростиля; у *R. temporaria* — деформация костей конечностей; у *R. ridibunda* — асимметрия поперечных отростков позвонка.

3. Среднее число аномалий на особь снижается от *R. arvalis* (0,44) к *R. ridibunda* (0,4) и *R. temporaria* (0,22), доля сочетанных аномалий убывает в ряду *R. ridibunda* — *R. arvalis* — *R. temporaria*.

4. Различия в выживаемости, определяемые особенностями репродуктивной стратегии каждого из видов, оказывают влияние на спектр и частоту девиантных форм скелета амфибий в природных популяциях.

5. Качественные и количественные характеристики спектров скелетных аномалий сеголеток, обладают видовой спецификой, изменяясь в градиенте урбанизации.

6. Инвазированность цистами трематод в сочетании с изменением химизма среды нерестовых водоемов может существенно влиять на частоту формирования девиантных форм скелета у *R. arvalis*.

7. Изменчивость скелета сеголеток остромордой лягушки по качественным и количественным параметрам наиболее полно характеризует степень антропогенной трансформации среды. Популяции остромордой лягушки являются удобным объектом для оценки состояния биоценозов и здоровья среды.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ:

1. Неустроева Н.С., Вершинин В.Л. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестник Оренбургского государственного университета. 2011. №4. С.85-90.

2. Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842. // Доклады РАН. 2011. Т. 440, №2. С. 279–281.

Публикации в других изданиях:

1. Неустроева Н.С. Особенности морфогенеза сеголеток рода *Rana* в условиях урбанизации // Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования. Нижний Тагил, 2008. - С. 82–87.

2. Неустроева Н.С. Спектр и частота встречаемости аномалий осевого скелета бесхвостых амфибий в условиях антропогенной среды // Урбозкосистемы: проблемы и перспективы развития. Ишим, 2008. - С. 189 – 191.

3. Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Предварительные данные о возможном влиянии церкариоза на морфогенез скелета *Rana arvalis* Nilsson, 1842 на восточном склоне Уральских гор // Горные экосистемы и их компоненты: тр. Междунар. конф., 2009г. РАН, Ин-т экологии горных территорий Кабардино-Балкар. науч. центра. М.: КМК, 2009. С. 240-242.

4. Вершинин В.Л., Середюк С.Д., Силс Е.А., Толкачев О.В., Иванов А.В., Байтимирова Е.А., Трубецкая Е.А., Буракова А.В., Неустроева Н.С. Изучение жизненной стратегии наземных животных антропогенных ландшафтов Урала // Региональный конкурс РФФИ «Урал» Свердловская область. Результаты научных работ, полученные за 2007-2009 год. Аннотационные отчеты // Екатеринбург, 2010. С. 176-180.

5. Неустроева Н.С. Изучение морфологической изменчивости скелета бесхвостых амфибий в градиенте трансформированности среды // Экология от южных гор до северных морей. Екатеринбург, 2010. – С. 129-130.

6. Неустроева Н.С. Особенности морфогенеза скелета бесхвостых амфибий в градиенте урбанизированной среды // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб: Русская коллекция, 2011. С. 191-196.